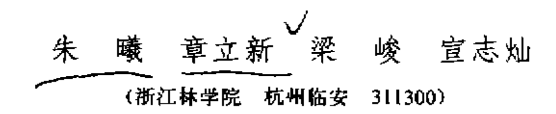
动 物 学 研 究 1998, 19 (1): 45—51　　CN 53-1040/Q ISSN 0254-5853
Zoological Research

# 鹭科鸟类群落的空间生态位和种间关系*

朱　曦　章立新　梁　峻　宣志灿
(浙江林学院　杭州临安　311300)



**摘要**　本文应用空间生态位理论，分析了浙江太公山常绿落叶针阔混交林鹭类繁殖季节的群落结构。鹭类群落由池鹭 *Ardeola bacchus*、白鹭 *Egretta garzetta*、夜鹭 *Nycticorax nycticorax*、牛背鹭 *Bubulcus ibis* 组成。根据鹭类的水平分布、垂直分布、栖位分布的生态位宽度值，采用 Schoener (1968)生态位重叠、Cody (1974)"总和 $\alpha$"的方法制作了群落矩阵表和树杈状图。讨论了鹭类群落对空间的利用及种间的相互作用。

**关键词**　鹭科，鸟类群落，空间生态位，种间关系
**中图分类号**　Q959.722

国内的鸟类群落研究始于 80 年代初期，在群落结构方面有较多报道，鸟类群落结构与植被之间的关系也有报道（朱曦，1988 a)。在生态位方面，高颖等（1987）根据天童山常绿阔叶林中 13 种鸟类的栖位分布频率进行了鸟类群落结构的空间生态位分析，划分了群落中的集群（guilds）类型，并从鸟类的空间分布讨论了群落矩阵的意义。但从空间巢位来分析鹭科鸟类群落结构、分布类型、种群之间的相互关系在国内外尚未见报道。

鹭是湿地生态系统重要生物种类之一。以往，浙江鹭类的研究在分类区系、生物学、生态学方面有过一些报道（朱曦，1988b，1988c，1994a，1994b，1996)，但未进行鹭类群落结构的研究。研究鹭科鸟类群落的空间生态位，对于处理好资源量、生态位重叠导致的竞争，物种多样性之间的关系，调节湿地生态系统的平衡，维持生态系统稳定性，以及对自然保护区建设、规划和管理都有重要指导意义。

## 1　研究地点和方法

### 1.1　调查地点的自然概况

太公山地处浙江中部金衢盆地(28°59′N；118°50′E)，相对高度 30 m，面积 3 hm$^2$。主要植被为马尾松 *Pinus massoniana*、枫香 *Liquidambar tawaniana*、香樟 *Cinnamamum camphora*、苦槠 *Castanopsis sclerophylla*、麻栎 *Quercus acutissima*、青冈栎 *Cyclobalanopsis glauca*、冬青 *Ilex chinensis* 等组成的常绿落叶针阔混交林。林下灌木有檵木 *Loropetalum chinense*、山茶 *Camellia japonica*、栀子 *Gardenia jasminoides*、紫藤 *Wisteria sinensis*、映山红 *Rhododendron simsii* 等。马尾松、枫香为优势树种。林区植被覆盖均匀茂密，覆盖度 75%—

* 中国野生动物保护协会资助项目、浙江省教委资助项目
本文 1996-06-28 收到，1996-10-10 修回

80%。

### 1.2 方法

1.2.1 数据收集 根据山坡朝向、坡度、海拔高度、植被等因素，在林内从山脚至山顶用皮尺随机选取9块（10 m×10 m）样方，样方总面积占整个林地面积的3%。逐个调查记录每块样方内的树木种类、高度，鹭种类、巢数、巢离地高度、相邻巢之间最短距离，筑巢树木种类、高度、数量以及鹭在林内的分布和混群情况。

每天于4:30—7:30和16:30—19:00在林外山坡选择制高点，定点统计鹭鸟出飞和晚归的数量、飞行方向、觅食地点。白天在林内调查鹭类群落的分布和活动。1994年4—6月定点研究60天，1995年4—5月又进行了28天的补充调查，同时还调查了同地区相邻龙游县、衢县2个鹭类群落。

1.2.2 数据处理 栖息地生境中植物群落用重要值（importance value）作为综合指标，以相对密度、相对频度、相对优势度之和来测算，其中

$$\text{相对密度（\%）}=\frac{\text{物种}i\text{的个体数}}{\text{所有物种的总个体数}}\times 100$$

$$\text{相对频度（\%）}=\frac{\text{物种}i\text{的出现频率}}{\text{所有物种的出现频率之和}}\times 100$$

$$\text{相对优势度（\%）}=\frac{\text{物种}i\text{的底面积之和}}{\text{所有物种的总底面积之和}}\times 100$$

组成鹭类种群的个体在其生活空间中的位置状态和布局，采用统计样方结果中的方差／平均数（$S^2/m$）来判断。$S^2/m=0$：均匀分布；$S^2/m=1$：随机分布；$S^2/m$明显>1为成群分布。其中：

$$m=\sum fx/N$$

$$S^2=\frac{\sum fx^2-\frac{(\sum fx)^2}{N}}{N-1}$$

式中$\sum$为总和；$x$为样本中含有的鸟类只数；f为出现频率（含有不同个体数样本的出现频率）；$N$为样本总数。

群落中2个物种利用相同等级资源而相互重叠的程度按Schoener (1968)的公式：

$$\alpha_{xy}(D)=1-\frac{1}{2}\sum_{i=1}^{n}|P_{xi}-P_{yi}|$$

式中$P_{xi}$和$P_{yi}$分别是种x和种y在第$i$项资源中的出现数目占各自个体总数的比例。$\alpha_{xy}(D)$的值域从0（没有重叠）到1（完全重叠）。

物种利用资源的多样性按下式计算：

$$H=\frac{-\sum_i P_i \ln P_i}{H^*} \qquad (H^*=-\ln N)$$

式中$P_i$是某种鹭在第$i$项资源中出现的数目占个体总数的比例；$N$为每个资源序列的总单位数。

鸟类群落物种多样性（$H$）采用Shannon-wiener指数公式，并以Pielou (1966)介绍的公式计算均匀性。

群落中每一种对，在3个维度上的生态位重叠值按 Cody (1974)的“总和 α”公式加以综合：

$$\alpha = \frac{\alpha_{hi \cdot j} + \alpha_{vi \cdot j} + \alpha_{di \cdot j}}{3}$$

其中 $\alpha_{hi,j}$ 为每一种对在水平分布维度上的生态位重叠值；$\alpha_{vi,j}$ 为种对在垂直高度上的生态位重叠值；$\alpha_{di,j}$ 为种对在栖位维度上的生态位重叠值。所得数据制成群落矩阵和树杈状图。

## 2 结果

### 2.1 群落的组成

在林内栖息繁殖的鹭类有池鹭 *Ardeola bacchus*、白鹭 *Egretta garzetta*、夜鹭 *Nycticorax nycticorax* 和牛背鹭 *Bubulcus ibis* 4种。1994年鹭类7300只，每种鹭的数量与密度分别为：池鹭4100只，1366.7只／$hm^2$；白鹭1900只，633.3只／$hm^2$；夜鹭1100只，366.7只／$hm^2$；牛背鹭200只，66.7只／$hm^2$。1995年鹭类7920只，密度为2640只／$hm^2$。池鹭为优势种。

4种鹭栖息繁殖在乔木树冠层，因此，以乔木作为生境指标。在9个样方中共有乔木107株，主要树种重要值列于表1。

表1 太公山针阔混交林主要树种的重要值
Table 1 Important values of main trees in Taigongshan Hill

| 种 类 | 相对密度(%) | 相对频度(%) | 相对优势度(%) | 重要值(%) |
|---|---|---|---|---|
| 马尾松 | 47.15 | 29.67 | 40.50 | 117.34 |
| 枫 香 | 39.72 | 29.64 | 43.27 | 112.63 |
| 香 樟 | 11.23 | 25.92 | 14.27 | 51.42 |
| 苦 槠 | 2.01 | 14.93 | 2.15 | 19.09 |

马尾松、枫香为优势树种。主要乔木高度为枫香13.74 m、马尾松12.16 m、香樟11.97 m、冬青11.09 m、麻栎8.00 m、苦槠8.00 m。

3种主要乔木马尾松、枫香、香樟上都有鹭类筑巢。9个样方内鹭类鸟巢的分布状况见表2。

表2 太公山鹭类的鸟巢分布
Table 2 Distribution of nests of Ardeidae birds in Taigongshan Hill

| | 池 鹭 | 白 鹭 | 夜 鹭 | 牛背鹭 | 样方内鹭类个体总数 | 样方内鹭类种 数 | 鹭类多样性指数(*H*) | 鹭类均匀性指数(*J*) |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 枫 香 | 38 | 28 | 4 | 2 | 72 | 4 | 1.238 | 0.619 |
| 马尾松 | 34 | — | 8 | — | 42 | 2 | 0.733 | 0.367 |
| 香 樟 | 10 | 10 | 10 | 2 | 32 | 4 | 1.313 | 0.657 |
| 生态位宽度值(*H*) | 0.890 | 0.525 | 0.943 | 0.631 | | | | |

### 2.2 鹭类种群的分布型

根据太公山4种鹭在林内的分布，运用检验其成群性标准的 $S^2/m$ 来划分鹭类的分布型，结果列于表3。4种鹭均为成群分布。池鹭大多分布林内东侧、西南侧，为单独成群。据51株池鹭筑巢树调查，1树1巢的有43株，占筑巢树总数的84.314%。池鹭筑巢树中马尾松占36.585%、枫香34.146%、香樟14.634%，其余巢分布在麻栎、冬青等树上。白鹭、夜鹭、牛背鹭在林内成群较为分散，有夜鹭和白鹭，夜鹭和牛背鹭，夜鹭、白鹭和牛背鹭3种同树筑巢形式。该3种鹭的巢在筑巢树上的位置，一般以白鹭为最高，夜

鹭和牛背鹭巢居树冠中、下位。但如同树筑巢的鹭中，夜鹭或牛背鹭的巢多于白鹭，则夜鹭巢也居于上位。

表3 太公山4种鹭的分布型和水平分布

Table 3 Distributional types and horizontal distribution of four egrets in Taigongshan Hill

| 样方序号 | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 |
|---|---|---|---|---|---|---|
| 池 鹭 | 10 | 24 | 22 | — | — | — |
| 白 鹭 | — | — | 4 | 22 | — | 8 |
| 夜 鹭 | — | 2 | 2 | — | 4 | 10 |
| 牛背鹭 | — | 2 | — | 2 | — | — |
| 样方内个体总数 | 10 | 28 | 28 | 24 | 4 | 18 |
| 样方内鹭种数 | 1 | 3 | 3 | 2 | 1 | 2 |
| 多样性指数(*H*) | 0.257 | 0.924 | 0.808 | 0.682 | 0.310 | 0.686 |
| 均匀性指数(*J*) | 0.129 | 0.462 | 0.404 | 0 341 | 0 155 | 0.343 |
| **样方序号** | **7** | **8** | **9** | **生态位宽度值(*H*)** | **$S^2/m$** | **分布型** |
| 池 鹭 | 4 | 8 | 14 | 0.749 | 9.453 | 成群 |
| 白 鹭 | — | — | 4 | 0.509 | 12.429 | 成群 |
| 夜 鹭 | 4 | — | — | 0.644 | 4.417 | 成群 |
| 牛背鹭 | — | — | — | 0.315 | 1.770 | 成群 |
| 样方内个体总数 | 8 | 8 | 18 | | | |
| 样方内鹭种数 | 2 | 1 | 2 | | | |
| 多样性指数(*H*) | 0.457 | 0.227 | 0.538 | | | |
| 均匀性指数(*J*) | 0 229 | 0.114 | 0.269 | | | |

### 2.3 鹭类的垂直分布

4种鹭在林内乔木层筑巢高度不同，因而在群落内形成明显的垂直分布（表4）。

表4 太公山4种鹭的垂直分布

Table 4 Vertical distribution of fouf egrets in Taigongshan Hill

| 巢 高 (m) | 池 鹭 (只) | 白 鹭 (只) | 夜 鹭 (只) | 牛背鹭 (只) | 鹭鸟总数 (只) | 占鹭鸟总数百分比(%) | 鹭鸟种数 | 多样性指数(*H*) | 均匀性指数(*J*) |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 6—8 | 6 | 6 | 8 | — | 20 | 13.699 | 3 | 0.851 | 0.426 |
| 8—10 | 52 | 6 | 6 | 2 | 66 | 45.205 | 4 | 1.281 | 0.641 |
| 10—12 | 14 | 4 | 4 | 2 | 24 | 16.438 | 4 | 1.195 | 0.591 |
| 12—14 | 10 | 22 | 4 | — | 36 | 24.658 | 3 | 0.883 | 0.442 |
| 生态位宽度值(*H*) | 0.749 | 0.820 | 0.968 | 0.500 | 146 | 100.0 | | | |

在8—10 m鹭类最集中，约占总数的45.205%，这是由于优势种池鹭在这一高度出现的机率较大所引起的。

### 2.4 鹭类种群之间关系

鹭类种群之间在垂直高度、水平分布、栖位分布3个维度上的关系，利用群落中每一物种繁殖对之间生态位重叠（niche overlap）来确定。根据Schoener (1968)提出的计算公式及Cody (1974)的"总和α"加以综合，结果列表5、6，并按"总和α"群落矩阵画出鹭类群落树杈状图。

表 5　太公山 4 种鹭之间生态位重叠值

Table 5　The niche overlap among four egrets in Taigongshan Hill

| | 垂直分布 | 水平分布 | 栖位分布 | 总和值(α) |
|---|---|---|---|---|
| 池鹭-白鹭 | 0.458 | 0.211 | 0.215 | 0.323 |
| 池鹭-夜鹭 | 0.443 | 0.231 | 0.521 | 0.398 |
| 池鹭-牛背鹭 | 0.281 | 0.293 | 0.209 | 0.261 |
| 白鹭-夜鹭 | 0.522 | 0.302 | 0.645 | 0.490 |
| 白鹭-牛背鹭 | 0.263 | 0.500 | 0.405 | 0 354 |
| 夜鹭-牛背鹭 | 0 455 | 0.091 | 0.146 | 0.291 |

表 6　"总和 α"群落矩阵表

Table 6　Community matrix for four egrets in Taigongshan Hill

| | 池　鹭 | 白　鹭 | 夜　鹭 | 牛背鹭 |
|---|---|---|---|---|
| 池　鹭 | 1.000 | 0.323 | 0.398 | 0.261 |
| 白　鹭 | | 1.000 | 0.490 | 0.354 |
| 夜　鹭 | | | 1.000 | 0.291 |
| 牛背鹭 | | | | 1.000 |

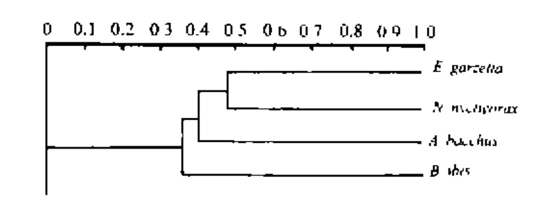



图 1　太公山鹭类群落树权状图

Fig. 1 Dendrogram of ecological relations among four egrets in Taigongshan Hill

以空间分布型为参数指标，可将鹭类群落划分为白鹭和夜鹭集群、池鹭集群、牛背鹭集群 3 个集群类型。

## 3　分析与讨论

### 3.1　树木种类对鹭类空间分布的影响

鹭类可在多种树上筑巢，筑巢的树种选择不太严格，但因地域差异，筑巢树种也有不同（朱曦等，1996）。池鹭对树种的选择性较广（朱曦，1994 b）。太公山常绿落叶针阔混交林中 4 种鹭对筑巢树种的选择程度上仍有差异。池鹭、白鹭对枫香树的利用率高，这与枫香树长得最高、树杈多以及阔叶层有较好的隐蔽作用有关。4 种鹭对树种选择的生态位宽度以夜鹭、池鹭为最大，白鹭较小。巢位水平分布上，夜鹭、池鹭大都在主杆附近的粗枝杈上，白鹭、牛背鹭的巢多筑在离主杆较远的细枝杈间。

鸟类都占据有利的空间筑巢，窝巢的垂直分布是鸟类合理利用空间的一个特征（朱曦，1994）。空间生态位宽度值（$H$）可以反映鹭类的活动范围和强度。对太公山 4 种鹭的研究表明，空间生态位宽度以夜鹭为最大。在巢位垂直分布上，种类之间的筑巢高度有明显不同，池鹭在 8—10 m，有 52 巢（占 63.41%）；白鹭在 12—14 m，22 巢(57.89%)；夜鹭在 6—8 m，8 巢（36.36%）；牛背鹭 4 巢，分布在 8—12 m。表明不同种群分割占据空间的不同部位和高度，从而分割了不同的资源。

鹭类群落的聚类分析表明，白鹭与夜鹭的聚合水平最低，空间分布格局相似，并以相似的方式利用相似的资源，生态位重叠也越大，为栖位竞争的种对。在栖位树种的分布上，白鹭、夜鹭集群对池鹭、牛背鹭 2 个集群在不同程度上表现出行为上的生态分隔。

张龙胜等（1994）认为，造成鹭类筑巢高度选择上的差异与鹭种迁到早迟有关。我们认为，除此之外，也与栖息地结构、植被多样性、植物的水平与垂直层次的复杂性等因素

有关。而鹭类的繁殖习性、行为也是值得考虑的因素。

### 3.2 鹭类种群间的相互作用

鸟类对资源利用的宽度和重叠，在群落结构的分析中是非常重要的，前者表示了物种生态特化的程度，后者表示的是种间潜在的相互作用水平（高玮，1993）。生态位宽度（niche breadth）表示了一个物种或种群对资源利用的多样化程度。鹭类在繁殖期，水平位、垂直位不同，生态位宽度存在差异。水平位上生态位宽度值以池鹭最大，牛背鹭最小。从鹭类多样性指数（$H$）、均匀性（$J$）分析，$H$ 值由 0.924 减少到 0.227，均匀性由 0.462 减少到 0.114，种类数及分布的均匀性都存在明显的差异，其原因与池鹭在数量上、分布上占有优势有关。在垂直位上，夜鹭最大，牛背鹭最小。表明 4 种鹭中，夜鹭、池鹭能开拓更广泛的栖息环境，生态幅较宽。牛背鹭生态位较小，在该群落中是比较特化的。

太公山 4 种鹭在种间生态位上有一定重叠（0.261—0.490），重叠程度以白鹭和夜鹭最大，池鹭和牛背鹭最小。白鹭是白天活动、觅食，而夜鹭为傍晚、清晨及夜晚觅食，生态要求也有所不同。该 2 种鹭都各自占有一部分没有竞争的生态位空间，因此仍然实现共存，使鹭类混合群中的种间竞争趋于缓和。

池鹭分布在山体中、下部以及近山脚林缘地带。夜鹭、白鹭、牛背鹭占据林中心山峭地区。种群间对于资源的合理分配，不仅能充分地利用资源，和平共处，而且还可维持较高的生产力。由于护域，也发现池鹭与其他鹭之间发生争斗（fighting），有明显的排斥现象。王中裕等（1990）认为，夜鹭、白鹭迁入时间早，首先占领了条件优越的中心区，同时还因该 2 种鹭护域行为较强而产生争斗。太公山鹭类群落研究表明，除迁到时间、护域行为外，生态要求的差异也产生生态分离。

4 种鹭在筑巢树上有 4 种混群结构形式，除池鹭一般单独筑巢外，其余 3 种都可混群筑巢。但鹭巢在树上的位置与王中裕等（1990）夜鹭居高位不同，而以白鹭为最高，夜鹭、牛背鹭处中、下位。差异的原因可能和浙江太公山与陕西城固县二岭沟村马尾松、青冈栎林树种组成不同有关。

## 参 考 文 献


王中裕，薛江楠，史力军等，1990. 鹭科鸟类混群营巢地的调查. 野生动物，5: 22—23,47.

刘建国，马世骏，1990. 扩展的生态位理论. 见：马世骏主编. 现代生态学透视. 北京：科学出版社. 72—89.

朱 曦，1988a. 城镇公园林木配置与鸟类群落结构研究. 浙江林业科技，8(4): 16—21.

朱 曦，1988b. 池鹭繁殖生物学与生态学研究. 浙江林学院学报，5(2): 197—205.

朱 曦，杨春江，1988c. 浙江鸟类研究. 浙江林学院学报，5(3): 243—258.

朱 曦，马水龙，戴永祥等，1994a. 池鹭繁殖种群数量、活动规律和生物生产量的研究. 生态学报，14(1): 75—79.

朱 曦，1994b. 池鹭 *Ardeola bacchus* 营巢和活动规律的研究. 见：中国水鸟研究. 上海：华东师范大学出版社. 74—79.

朱 曦，林小会，潘峻峰等，1996. 浙江鹭科鸟类的营巢地选择. 见：中国鸟类研究. 北京：中国林业出版社. 119—123

张龙胜，刘作模，张 峰，1994. 四种鹭类繁殖生态生物学研究. 生态学报，14(1): 80—83.

高 玮，1993. 鸟类生态学. 长春：东北师范大学出版社. 284.

高 颖，钱国桢，1987. 天童常绿阔叶林中鸟类群落结构的空间生态位分析. 生态学报，7(1): 73—82.

Cody M L, 1974. Competition and the structure of bird communities. Princeton: Princeton University Press.

Pielou E C, 1966 The measurement of diversity in different types of biological collections. *J. Theor Biol.*, **13**: 131-144.

Schoener T W, 1968. The anolia lizard of Bimini: resource partition in a complex fauna. *Ecology*, **49**: 704-726.

# SPATIAL NICHE AND INTERSPECIFIC RELATIONSHIPS OF ARDEIDAE BIRDS IN TAIGONGSHAN HILL, ZHEJIANG

ZHU Xi　ZHANG Li-xin　LIANG Jun　XUAN Zhi-can

(*Zhejiang Forestry College, Lin'an* 311300)

**Abstract**

From 1994 to 1995, an observation was carried out on the community structure of Ardeidae birds in Taigongshan Hill, Zhejiang. The community was made up of *Ardeola bacchus*, *Nycticorax nycticorax*, *Egretta garzetta* and *Bubulcus ibis*. Based on the niche breadth of horizontal and vertical pattern, this paper made the community matrix and dendrogram of the birds with the methods proposed by Schoener (1968) and Cody (1974) and discussed the utilization states for space and the interspecific relationships of the community.

**Key words**　Ardeidae birds, Avian community, Spatial niche, Interspecific relationship